

Les relations des insectes phytophages avec leurs plantes hôtes

Marie-Claude Nicole

Texte soumis au concours de rédaction scientifique d'Antennae de 2000

La coévolution des plantes et des insectes a mené certains groupes d'insectes à s'alimenter sur une seule espèce de plantes, tandis que d'autres groupes d'insectes s'alimentent sur une grande variété de plantes. Quelles sont les raisons qui font qu'un insecte, de génération en génération, est capable de reconnaître une espèce de plantes en particulier et, en plus, de déterminer avec précision le contenu nutritif de celle-ci pour sa propre survie et celle de sa progéniture ? Pourquoi un insecte est-il spécifique à une espèce de plante ?

Le régime phytophage chez les insectes est peu répandu. Sur les 25 taxons d'arthropodes terrestres, seulement 10 d'entre eux ont évolué vers la phytophagie partielle ou complète (6). S'alimenter de plantes nécessite différentes adaptations à plusieurs niveaux, comme par exemple, l'habileté à surmonter les défenses chimiques et physiques (ex. poils) des plantes.

La proportion des différents acides aminés varie grandement entre les tissus des insectes et ceux des plantes (16, p. 25). Les végétaux sont pauvres en acides aminés azotés et en lipides. Cette différence entre les insectes et leur ressource alimentaire se reflète dans la faible biomasse assimilée et transformée en tissus de croissance (16, p. 25). Des études ont démontré que seulement 2 à 38 % de la matière végétale ingérée par un insecte est efficacement transformée.

Malgré l'obstacle évident que représente la déficience en azote, les insectes ont développé une série de comportements et d'adaptations physiologiques pour augmenter au maximum l'assimilation de matières provenant des plantes. Certains groupes d'insectes, comme les Isoptères et les *Curculionidae*, vivent en symbiose avec des microorganismes qui digèrent la cellulose et la rendent assimilable. D'autres s'alimentent de parties des plantes contenant le plus d'azote.

Les insectes phytophages n'ont pas tous le même type de relation avec leurs plantes hôtes. Certains insectes sont polyphages, d'autres oligophages ou monophages. La polyphagie chez les insectes se définit comme étant la capacité des insectes à s'alimenter sur une grande variété d'ordres de plantes et parfois même de plusieurs classes (12, p. 27; 11, p. 41). L'oligophagie représente la relation qui existe entre les plantes d'une même famille et certains insectes. De plus, les insectes qui s'alimentent de plantes de groupes complètement différents au cours des stades successifs de leur vie sont aussi oligophages. Par exemple, certains lépidoptères du genre *Coleophora*, qui, au stade larvaire, ne s'alimentent que de plantes du genre *Labiatae*, puis à l'automne migrent sur des herbacées de différentes espèces (12, p. 26). Les insectes qui, autant aux stades larvaires qu'au stade adulte s'alimentent d'une seule espèce de plante sont dit monophages.

La polyphagie semble avoir été le type le plus primitif de relation trophique des insectes avec leurs plantes hôtes (12, p. 159). L'oligophagie et la monophagie seraient apparues suite au développement graduel de mutations restrictives et d'adaptations étroites avec leurs plantes hôtes (12, p. 159). Une question vient à l'esprit : pourquoi certains insectes ont évolué en se restreignant à quelques espèces de plantes malgré le fait que celles-ci représentent une ressource peu assimilable ? Lorsque l'on décrit la relation entre les plantes et les insectes, on parle de coévolution plantes-insectes. La coévolution est le changement évolutif réciproque entre les espèces où il y a des interactions. Par exemple, l'espèce A induit une réponse comportementale à la pression de sélection imposée par l'espèce B et l'espèce B change son comportement en réponse au changement de l'espèce A (16, p. 200). Lorsque les insectes ont choisi des plantes comme ressource alimentaire cela a, par le fait même, exercé une pression de sélection sur les plantes, diminuant ainsi leur fitness. Ceci a contraint

les plantes à mettre au point des moyens de défenses, surtout chimiques, pour se protéger des insectes. La pression de sélection a conduit les insectes à mettre au point des moyens de détoxifier les produits chimiques contenus dans les plantes, leur ressource alimentaire. Ceux-ci avaient un avantage certain à contourner les défenses des plantes. Cela leur permettait d'utiliser une niche écologique peu exploitée par les autres vertébrés, car les produits chimiques utilisés par les plantes étaient aussi répulsifs et toxiques pour eux.

Le mécanisme le plus important de détoxification des différents produits chimiques contenus dans les plantes, mis au point par les insectes, est un groupe d'enzymes nommées les " oxydases à fonction mixte (MFO) " (3, p 203; 8). La fonction principale de ces enzymes est la transformation de composés liposolubles (comme le sont la majorité des toxines produites par les plantes) en produits hydrosolubles facilement excrétés par les insectes. Ces enzymes permettent aussi de synthétiser ou de dégrader des composés ecdystéroïdes et l'hormone juvénile. Ces substances sont nécessaires au développement et à la reproduction des insectes.

Les MFO sont associées au réticulum endoplasmique de la membrane des cellules du tractus alimentaire, des corps gras et des tubules de Malpighi. Les MFO sont très polymorphes, ce qui offre un champ d'action très large.

Des études sur la résistance des insectes aux insecticides ont démontré qu'après quelques générations, les insectes deviennent résistants à certains insecticides, non pas par l'acquisition de nouveaux enzymes de détoxification mais par une activité accrue des MFO (8; 9, p.233). De tels résultats ont permis de mieux comprendre la coévolution des insectes et des plantes. À l'origine, les insectes ont pu coloniser une grande diversité de plantes en calibrant leurs enzymes de façon à détoxifier les toxines produites par leurs plantes hôtes (9, p. 233).

Par contre, le fonctionnement des MFO entraîne des coûts énergétiques. La polyphagie chez les insectes induit un taux d'activité des MFO plus élevé que l'oligophagie et la monophagie (16, p. 209). Malgré cela, plusieurs groupes d'insectes sont demeurés poly-

phages. Il faut garder en tête que les relations trophiques dans un regroupement écologique ne s'arrêtent pas aux simples interactions alimentaires (14, p. 31). Les insectes doivent interagir avec leurs conspécifiques avec qui ils entrent en compétition pour la nourriture. De plus, ils doivent faire face à la compétition interspécifique, à la prédation et aux conditions environnementales. Chez les insectes qui ont évolué vers la monophagie, la pression de sélection exercée par les facteurs autres que la toxicité des plantes a probablement favorisé l'évolution vers une spécialisation pour une espèce de plante particulière. En plus, certains insectes monophages, comme le papillon monarque *Danaus plexippus* (L.), peuvent emmagasiner, dans leurs tissus, les substances toxiques des plantes et s'en servir comme leur propre moyen de défense (5, p. 16; 11, p. 93) L'atteinte d'un équilibre est recherché tant chez les insectes polyphages que les oligophages et les monophages. C'est ce qui explique en partie l'évolution vers ces trois comportements alimentaires différents.

La spécificité des insectes à leur plante hôte

On a vu plus haut qu'une des raisons majeures du grand succès évolutif des insectes est leur capacité de détoxifier les divers produits chimiques contenus dans les plantes. Ces mêmes produits chimiques sont impliqués dans la spécificité des insectes à leur(s) plante(s) hôte(s). De plus, lorsque les insectes sont spécifiques à une plante, ils doivent y retrouver certaines caractéristiques nutritionnelles essentielles. Certains modèles d'optimisation démontrent que la diète optimale pour un insecte doit lui permettre de réaliser correctement son cycle vital, le plus rapidement possible. Elle doit aussi lui permettre de conserver un bon fitness et assurer la survie de sa progéniture (10).

Après avoir localisé leurs plantes hôtes (voir détails plus loin), soit par des stimuli visuels, chimiques ou les deux, les insectes doivent vérifier le contenu en substances chimiques de la plante. C'est aussi à ce niveau que se joue la spécificité (11, p. 93; 18). La perception des substances chimiques chez les adultes se fait surtout au niveau des cellules de la galea des maxilles. VanLoon (18) cite des travaux de laboratoire réalisés par Mitchell et Harrison (1995) qui ont permis de démontrer que la chrysomèle du

navet, *Entomoscelis americana* Brown, une espèce de coléoptère ravageur des crucifères, possède une cellule nerveuse spécifique au sucrose et une autre cellule nerveuse spécifique au glucosinolate. L'intégration du signal transmis par ces deux cellules stimule ou inhibe l'alimentation (18). Les papillons du genre *Pieris* possèdent, en plus des cellules sensibles à des composés stimulant la ponte, des cellules sensibles aux produits inhibiteurs de l'oviposition. C'est le ratio entre ces deux produits qui déterminera le comportement de ponte des femelles. Un système analogue chez les coléoptères adultes n'a pas encore été mis en évidence (18). Chez les larves, la spécificité à la plante hôte se fait au niveau des sensilles neuronales styloconiques des maxilles (18).

La spécificité d'un insecte à une plante hôte a bien sûr un fondement génétique et celui-ci change selon l'interaction des différentes forces évolutives (4). Par exemple, une corrélation génétique positive entre l'acceptation d'une plante hôte adéquate qui est en plus toxique, peut contribuer au maintien de cet hôte dans la diète de l'insecte. Un renforcement de ce comportement peut provenir de la rareté de l'hôte et du déclin des populations de l'ancien hôte (4). Plusieurs autres facteurs peuvent influencer la spécificité d'un insecte à une plante hôte. Entre autres, l'abondance locale d'une seule espèce de plante peut favoriser la spécialisation de l'insecte.

Localisation de la (des) plante(s) hôte(s)

Lorsque les insectes sont spécifiques à une ou plusieurs plantes, ils doivent mettre au point un système leur permettant de trouver rapidement leur site d'alimentation ou de reproduction. Lors de la localisation de leur plante hôte, les insectes utilisent plus particulièrement la vision, l'olfaction et le goût.

Localisation de l'hôte par des stimuli visuels

L'orientation visuelle, pour certains groupes d'insectes, joue un rôle important lors du choix d'un hôte dans l'environnement immédiat. Des phénomènes comportementaux comme la phototaxie et la géotaxie sont utiles dans la reconnaissance à courte distance de la plante hôte. La phototaxie se définit comme étant une réaction locomotrice ou d'orientation vers une source lumineuse (13). La géotaxie,

pour sa part, se définit comme étant une réaction locomotrice ou d'orientation déclenchée par la pesanteur (13). Ces deux taxies peuvent être positives, c'est-à-dire une orientation vers la source lumineuse ou vers le sol. Dans le cas contraire (négative), la réaction de locomotion résultante sera un éloignement de la source lumineuse ou du sol. Les taxies peuvent être utilisées en collaboration ou de façon isolée. Le mâle et la femelle du charançon du pin blanc, *Pissodes strobi* (Peck), un coléoptère de la famille des *Curculionidae*, s'alimentent de l'écorce des pousses terminales de plusieurs essences hôtes. Ils retrouvent leurs plantes hôtes à l'aide d'une phototaxie positive de concert avec une géotaxie négative (17).

Les comportements habituels des insectes, tels que l'oviposition et l'alimentation, peuvent être influencés par la perception des couleurs, la forme de la plante hôte, l'intensité spectrale ou la réflectivité (1, p. 95). Degen et Städler (1996), ont démontré lors d'expérimentations à l'aide d'imitations de feuilles découpées dans du carton, que la forme de la feuille et sa réflectivité spectrale permettent à différentes espèces de mouches phytophages de reconnaître leurs plantes hôtes. L'expérimentation a été réalisée sur la mouche de l'oignon, *Delia antiqua* (Meigen), la mouche du chou *Delia radicum* (L.) et la mouche de la carotte, *Psilia rosea* (F.). La phénologie de la plante hôte peut aussi influencer le choix. Chez *Chrysophtharta bimaculata* Olivier, les adultes choisissent leur hôte, l'eucalyptus, *Eucalyptus regnans*, selon la taille de l'arbre et le pourcentage de feuilles rouges qu'il contient (les feuilles rouges étant plus tendres pour cette espèce). Les arbres significativement plus petits sont plus attaqués par *C. bimaculata* de même que les arbres contenant le plus de feuilles rouges. L'abeille domestique, *Apis mellifera* L., est capable de discriminer morphologiquement les inflorescences de la lavande française, *Lavandula stoechas* (7). Elle choisit dans une plus grande proportion les grosses inflorescences, donc celles qui contiennent plus de fleurs et par le fait même une plus grande quantité de nectar (7).

Localisation de l'hôte par des stimuli chimiques

La localisation visuelle de l'hôte permet aux insectes de retrouver les plantes intéressantes, mais seulement sur de courtes distances. Pour localiser un hôte sur de très longues distances, la perception de

substances chimiques, comme les allélochimiques est nécessaire. En plus de contenir les nutriments fondamentaux, la nourriture des insectes doit contenir des stimuli chimiques pour assurer le succès de l'alimentation (2, p. 101). Ces stimuli chimiques sont des composées secondaires contenus dans les plantes. Ceux-ci ne sont pas nécessaires pour la croissance de la plante, mais lui confère une protection biochimique contre certains insectes phytophages, les pathogènes et les autres plantes (15, p. 51-52). Les plantes produisent une grande variété d'allélochimiques. Plus de 100 000 sont connus à ce jour (2, p. 101). La perception des substances chimiques dans l'environnement nécessite que les nerfs sensitifs soient exposés au milieu. Cependant, la dessiccation est un problème important pour la mise au point de récepteurs efficaces. L'organe de perception des odeurs contient trois éléments de base; au moins une cellule nerveuse bipolaire (dendrite), deux ou trois cellules accessoires et une cuticule protectrice. Les cellules nerveuses sont reliées directement au système nerveux central sans synapses (5, p. 163). Les cellules dendritiques sensorielles baignent dans le liquide sensillaire. Les molécules odorantes se dissolvent dans le liquide puis celles-ci sont captées au niveau de la dendrite (5, p. 165). La cuticule de la majorité des sensilles olfactives est très mince et est perforée de plusieurs pores. Chaque pore donne accès à un canal qui permet le contact avec la dendrite réceptrice. Chez les insectes, les sensilles réceptrices sont concentrées dans les antennes. Jolivet (11, p. 90) cite un exemple de Bernays et Chapman qui démontre jusqu'à quelle distance un insecte est capable de percevoir et reconnaître une plante hôte. Ils ont utilisé comme exemple la mouche de l'oignon, qui peut percevoir une odeur jusqu'à 100 m de distance. Les substances volatiles, du groupe des terpènes, sont émises par certaines familles d'arbres. Les terpènes modulent l'attractivité de coléoptères de la famille des *Scolytidae* (11, p. 86). Parfois, la stimulation olfactive ne provient pas de substances chimiques contenues dans la plante. Un bon exemple est celui de *Diabrotica virgifera* LeConte, un insecte oligophage dont la larve s'alimente des racines de ses plantes hôtes. Il a été démontré expérimentalement que la larve est stimulée par le gaz carbonique. Ce dernier est émis par les racines et rejeté dans le sol ce qui permet aux larves de *D. virgifera* de reconnaître leur ressource alimentaire.

Conclusion

En conclusion, un insecte est spécifique à une plante s'il peut premièrement la reconnaître. Pour ce faire, il perçoit certains stimuli visuels précis tels que la couleur des feuilles, la réflectivité spectrale ou la morphologie de la plante. Les stimuli visuels perçus et intégrés sont uniques à chaque espèce d'insectes et sont sous l'influence du code génétique transmis de génération en génération. En plus, les insectes perçoivent le ou les stimuli chimiques émis par leurs plantes hôtes. Ces stimuli chimiques varient du simple parfum d'une fleur au mélange complexe de certains alcools ou de substances terpéniques. Une fois encore, le bagage génétique unique à chaque espèce d'insecte leur permet de discriminer avec précision la plante émettrice même parfois dans des milieux très hétérogènes.

Deuxièmement, lorsqu'un insecte est spécifique à une plante hôte, qu'il a reconnu, il est capable de s'y attacher adéquatement. Cela lui est possible grâce à des adaptations comportementales ou morphologiques lui permettant de contourner les barrières physiques qui sont parfois présentes sur certaines plantes. Par exemple, les feuilles sont parfois recouvertes de poils (trichomes) ou de cire.

Troisièmement, un insecte spécifique à une plante retrouve chez celle-ci un contenu nutritif adéquat, c'est-à-dire que le contenu en substances nutritives de la plante lui permet de poursuivre son cycle vital, lui assure aussi un bon fitness et la survie de sa progéniture. De plus, il a en sa possession les outils lui permettant de détoxifier les substances chimiques contenues dans sa plante hôte. Ces outils sont des enzymes, les oxydases à fonction mixtes. C'est également grâce au génotype particulier de chaque espèce d'insecte que l'intégration des stimuli chimiques est précise et permet la poursuite de l'alimentation ou de la ponte.

En fait, il est évident que les substances chimiques contenues dans les plantes ont joué et jouent encore un rôle très important dans les relations des insectes et des plantes. Mais sont-elles vraiment au centre de la coévolution des plantes-insectes ? Les plantes sont apparues sur Terre bien avant les insectes phytophages. Elles ont dû faire face à bien d'autres envahisseurs avant l'arrivée des insectes phytophages.

Les substances chimiques présentes dans les plantes se retrouvaient peut-être déjà dans les cellules des plantes et les insectes s'y sont adaptés. C'est probablement par la mise en place de voies métaboliques efficaces qu'ils ont pu adopter les plantes comme ressource alimentaire.

Une autre hypothèse, à ne pas négliger, est le fait que les substances chimiques produites par les plantes ne sont peut-être que des produits secondaires du métabolisme et ne sont pas le fruit d'une pression de sélection exercée par les insectes.

Bref, y a-t-il une seule réponse ou la réponse se trouve-t-elle en partie dans chacune des hypothèses ? Les travaux à réaliser pour trouver une réponse adéquate seraient sûrement fastidieux mais permettraient de solutionner bien des problèmes entomologiques, agricoles et forestiers. Ce serait en fait la clé de voûte de la compréhension des relations des insectes phytophages avec leurs plantes hôtes.

Références

1) Barbosa P. et Wagner M.R. 1989. Introduction to forest and shade tree insects. Academic Press. San Diego, California. 639 p.

2) Barbehenn R.V., Reese J.C. et Hagen K.S. 1999. Chapitre 4: The food of insects, dans Huffaker C.B. et Gutierrez A.P. 1999. Ecological entomology, Second Edition. John Wiley & Sons, New York, New York. 756 p.

3) Brattsten L.B. 1979. Chapitre 5: Biochemical defence mechanisms in herbivores against plant allelochemicals, dans Rosenthal G.A. et Janzen D.H. 1979. Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York, New York. 718 p.

4) Carrière Y. et Roitberg B.D. 1995. Evolution of host selection behaviour in insect herbivores: genetic variation and covariation in host acceptance between population of *Choristoneura rosaceana* (Family: Tortricidae), the obliquebanded leafroller. Heredity. 74:357-368.

5) Cloutier C. 1999. Fascicule Les relations plantes-insectes dans Notes de cours. Université Laval 7 p.

6) Chapman R.F. et Blaney W.M. 1979. Chapitre 4: How animals perceive secondary compounds, dans Rosenthal G.A. et Janzen D.H. 1979.

Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York, New York. 718 p.

7) Duffield G.E., Gibson R.C., Gilhooly P.M., Hesse A.J., Inley C.R., Gilbert F.S. et Barnard C.J. 1993. Choice of flowers by foraging honey bees (*Apis mellifera*): possible morphological cues. Ecological entomology. 18:191-197.

8) Feyereisen R. 1999. Insect P450 enzymes. Annual review of entomology. 44:507-533.

9) Futuyma D.J. 1983. Chapitre 8: Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects, dans Ahmad S. 1983. Herbivorous insects, host seeking behavior and mechanisms. Academic Press. Orlando, Florida. 257 p.

10) Janieke J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. Annual reviews of ecological systems. 21:243-273.

11) Jolivet P. 1998. Interrelationship between insects and plants. CRC Press. Boca Raton, Florida. 309 p.

12) Jolivet P. 1992. Insects and plants: Parallel evolution and adaptations. Flora & Fauna handbooks. Sanhill crane press. Gainesville, Florida. 190 p.

13) Quirion P. et Bourbeau P. 1994. Lexique des sciences biologiques. Faculté des Sciences et Génie, Université Laval. Sainte-Foy, Québec. 733 p.

14) Rhodes D.F. 1979. Ecological and evolutionary processes dans Rosenthal G.A. et Janzen D. H. 1979. Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York, New York. 718 p.

15) Speight, M. R., Hunter M. D. et Watt A. D. 1999. Chapitre 3: Insect herbivore, dans Ecology of insects: concepts and applications. Blackwell Science. London. 350 p.

16) Strong D.R., Lawton J.H. et Southwood R. 1994. Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University press. Cambridge, Massachusetts. 313 p.

17) Vandersar T.J.D. et Borden J.H. 1977. Role of geotaxis and phototaxis in the feeding and oviposition behavior of overwintered *Pissodes strobi*. Environmental entomology. 6:743-749.

18) Vanloon J.J.A. 1996. Chemosensory basis of feeding and oviposition behaviour in herbivorous insects: a glance at the periphery. Entomologia experimentalis et applicata. 80:7-13.